植 物 分 类 学 报 39(6):489~501(2001)
Acta Phytotaxonomica Sinica

栎属青冈亚属(壳斗科)的叶表皮研究

罗 艳　周浙昆*
(中国科学院昆明植物研究所 昆明 650204)

Leaf epidermis of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* (Oerst.) Schneid. (Fagaceae)

LUO Yan　ZHOU Zhe-Kun*
(*Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract The characters of leaf epidermis (mainly epidermal cells, stomata, trichomes) have been examined in 48 species of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* of the Fagaceae. The adaxial leaf epidermis was investigated under light microscope. The epidermal cells of this surface are of two types in terms of the outline of their anticlinal wall. One type is characterized by having straight wall, and this type has been observed in most of the species studied, while the other is characterized by having sinuate or sinuolate wall, and this type has been found only in eight species, such as *Q. blakei* and *Q. hui*. There exist two types of trichome-bases on this surface: in one type the bases are single-celled, and this type has been found in most of the species studied, such as *Q. oxyodon* and *Q. augustinii*; while in the other the bases consist of a group of cells, and this type has been found only in nine species, such as *Q. thorelii* and *Q. chungii*. The abaxial leaf epidermis was investigated under light microscope and scanning electron microscope. The epidermal cells and the trichome-bases on this surface under LM are in morphology essentially similar to those on the adaxial surface. The stomata under LM include three types: cyclocytic, subcyclocytic and anomocytic. The stomatal density is of some diagnostic value to distinguish between closely related species, e.g. the stomatal density in *Q. glauca* is higher than that in *Q. schottkyana*. Under SEM the stomata are elliptical or roundish. The most noteworthy feature of the adaxial leaf epidermis is the trichomes. Eight types of trichomes have been observed under SEM: simple-uniseriate, solitary, papillae, stellate, fused-stellate, stipitate-fasciculate, multiradiate and jellyfish-like. The first type, i.e. the simple-uniseriate trichome, is glandular, other six types, i.e. the solitary, papillae, stellate, fused-stellate, stipitate-fasciculate and multiradiate trichomes, are non-glandular, and the last one, i.e. the jellyfish-like trichome, may represent an intermediate type in structure between the glandular and the non-glandular trichomes. Papillae are very common in subgen. *Cyclobalanopsis* although in the Fagaceae they were previously reported only in a few species of *Lithocarpus*. The jellyfish-like trichome, observed only in *Q. sichouensis*, is reported in the Fagaceae for the first time. The evolutionary trends of trichomes are discussed. The trichomes seem to evolve toward the direction of increasing complexity in structure. Papillae are considered as the pedomorphism of trichomes. From papillae the solitary trichomes and then the stellate ones have evolved. The complicated trichome types with more arms may be produced from relatively simple ones with fewer arms by means of various fusion: several stellate trichomes are fused to form the fused-stellate ones by basal fusion, and

---

2001-03-13 收稿,2001-05-20 收修改稿。
基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(No. 39930020)及青藏高原及其临近地区植物区系及分布格局研究(KSCX2-1-06B)。
* 通讯作者(Author for correspondence)。

by the same way the fused-stellate ones to form the stipitate-fasciculate ones; the multiradiate trichomes are formed by the stellate ones, in which the arms emerge in a variety of seemingly random directions from a typically rounded common base. Based on the above results, it is considered that the trichome features are of important significance for a better understanding of the infrageneric division of *Quercus* and the phylogenetic relationships between this genus and the other genera in the Fagaceae. The very common presence of papillae in *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* and in a few species of *Lithocarpus* may indicate that subgen. *Cyclobalanopsis* is a quite natural group on the one hand, and may have close relationship with *Lithocarpus* on the other hand. The thin-walled, jelly-fish-like trichomes found in *Q. sichouensis* are in structure similar to the "glandular" peltate trichomes in *Trigonobalanus*, a genus generally regarded as the most primitive in subfam. Quercoideae, indicating that the affinity between subgen. *Cyclobalanopsis* and *Trigonobalanus* may be closer than that between subgen. *Quercus* and *Trigonobalanus*.

Key words *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*; Fagaceae; Leaf epidermis; Trichomes; Evolutionary trends

摘要 利用光镜和扫描电镜观察了栎属青冈亚属 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* 48种植物的叶表皮，尤以对叶下表皮的毛被特征观察较为仔细。共观察到8种不同类型的叶表皮毛:单列毛、单毛、乳突、星状毛、溶和星状毛、具柄束毛、多出毛和水母状毛。其中乳突在青冈亚属中较常见，而在壳斗科其他属中仅在石栎属 *Lithocarpus* 少数种类中有报道;水母状毛首次在壳斗科中发现。毛被可能遵循以下的演化规律:乳突→单毛→星状毛;星状毛依照从简单→复杂的演化途径,分化出各种形态各异和结构复杂的毛系。初步讨论了毛被以及叶表皮其他特征(如毛基细胞和表皮细胞的形态、气孔的类型和密度等)的分类和系统学意义。

关键词 青冈亚属; 壳斗科; 叶表皮; 毛被; 演化趋势

近十几年来,叶表皮性状的研究受到越来越多的重视(Chen *et al*.,1991; Pan *et al*., 1990; Jones, 1986)。叶表皮特征可用于探讨种间或属间分类和系统发育关系,因而是一个有重要意义的性状(Stace, 1985)。栎属 *Quercus* L.的叶表皮特征,尤其是毛被的性状已经受到了广泛的关注,已有多次报道(Uzunova *et al*., 1996; Llamas *et al*., 1995; Liang *et al*., 1990; Hardin, 1979)。但有关青冈亚属 subgen. *Cyclobalanopsis* 叶表皮研究的资料尚不多见,仅周浙昆(Zhou, 1995)以叶结构特征和叶表皮特征为主要性状对国产栎属植物的系统演化进行了研究,但该文的着重点放在了栎亚属 subgen. *Quercus*,对青冈亚属涉及不多;Jones (1986) 也曾经对青冈亚属的叶表皮特征做过工作,但他的研究只涉及了青冈亚属为数不多的几个种。为此,我们对青冈亚属植物的叶表皮特征进行了较全面的比较研究,试图寻求有意义的叶表皮特征,为进一步探讨属间以及种间关系提供更全面的资料。

1 材料和方法

叶表皮微形态观察的材料大部分采自中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN),少部分采自中国科学院华南植物研究所(IBSC)。大部分研究材料采自腊叶标本。选用青冈亚属植物48种,三棱栎属1种作为类群比较研究。详细研究材料见表1。

角质层制片:在成熟叶片的中部和边缘各取 1 cm × 1 cm 的两块叶片,用 Jeffrey 溶液(10% 铬酸和 10% 硝酸混合)(Stace,1965)浸泡至角质层与叶肉分离;清洗后用番红染液染色,再用系列酒精脱水,然后用纯酒精和二甲苯各半的混合液脱色,二甲苯透明,最后用

中性树胶封片。

表 1　材料来源
Table 1　Source of material studied

Species	Voucher	Locality
Quercus acuta Thunb.	F. Konta & S. Kusaka No. Sk92 (KUN)	Shizuoka, Japan
Q. argyrotricha A. Camus	Y. Luo (罗艳) 262 (KUN)	Shilin, Yunnan (云南石林)
Q. augustinii Skan	Y. M. Shui (税玉民) 0093 (KUN) Yuxi Division (玉溪队) 0791 (KUN)	Wenshan, Yunnan (云南文山) Tonghai, Yunnan (云南通海)
Q. austro-cochinchinensis Hick. et A. Camus	P. I. Mao (毛品一) 6717 (KUN)	Puwen, Yunnan (云南普文)
Q. austro-glauca Chang	S. Z. Wang (王守正) 678 (KUN) F. Y. Liu (刘方媛) 101782 (KUN)	Xichou, Yunnan (云南西畴) Wenshan, Yunnan (云南文山)
Q. bambusaefolia Hance	N. K. Chun (陈念劬) 44095 (KUN)	Wuzhishan Mt., Qiongzhong, Hainan (海南琼中五指山)
Q. blakei Skan	Y. Luo (罗艳) 236 (KUN)	Dinghushan Mt., Zhaoqing, Guangdong (广东肇庆鼎湖山)
Q. camusae Trel.	K. M. Feng (冯国楣) 4549 (KUN)	Xichou, Yunnan (云南西畴)
Q. championii Benth.	F. C. How (侯宽昭) 73212 (IBSC) L. Deng (邓良) 73547 (IBSC)	Lianshan, Guangdong (广东连山) Ruyuan, Guangdong (广东乳源)
Q. chapensis Hick. et A. Camus	Q. A. Wu (武全安) 9990 (KUN) R. C. Dai (代汝昌) 63 (KUN)	Xichou, Yunnan (云南西畴) Honghe, Yunnan (云南红河)
Q. chungii Metcalf	C. F. Wei (卫兆芬) 20453 (KUN)	Heping, Guangdong (广东和平)
Q. delavayi Franch.	NW Yunnan Division (滇西北队) 6476 (KUN) NW Yunnan Division (滇西北队) 23143 (KUN)	Yimen, Yunnan (云南易门) Funing, Yunnan (云南富宁)
Q. delicatula Chun et Tsiang	R. C. Chen 8123 (IBSC)	Huaiji, Guangdong (广东怀集)
Q. dinghuensis C. C. Huang	G. L. Shi & K. C. Ting (石国良和丁广奇) 2290 (IBSC)	Dinghushan Mountain,, Zhaoqing, Guangdong (广东肇庆鼎湖山)
Q. disciformis Chun et Tsiang	C. Huang (黄志) 31087 (KUN)	Xinyi, Guangdong (广东信宜)
Q. edithae Skan	T. Liang (邓良) 3286 (KUN)	Qiongzhong, Hainan (海南琼中)
Q. fleuryi Hick. et A. Camus	T. Liang (邓良) 8299 (KUN) P. C. Tam (谭沛祥) 59128 (KUN)	Xinfeng, Guangdong (广东新奉) Lianshan, Guangdong (广东连山)
Q. gilva Blume	Z. X. Zhao (赵子孝) A136 (KUN)	Fujian (locality unknown) (福建,具体地点不详)
Q. glauca Thunb.	W. Q. Yin (尹文清) 171 (KUN)	Yimen, Yunnan (云南易门)
Q. helferiana A. DC.	P. I. Mao (毛品一) 5795 (KUN)	Simao, Yunnan (云南思茅)
Q. hondae Makino	No collection information	Japan
Q. jenseniana Hand.-Mazz.	S. C. Chun (陈少卿) 15833 (KUN) K. M. Feng (冯国楣) 14078 (KUN)	Damiaoshan Mt., Rongan, Guangxi (广西融安大苗山) Malipo, Yunnan (云南麻栗坡)
Q. kerrii Craib	H. T. Tsai (蔡希陶) 58-8873 Y. Luo (罗艳) 252 (KUN)	Funing, Yunnan (云南富宁) Lancang, Yunnan (云南澜沧)
Q. kiukiangensis (Y. T. Chang) Y. T. Chang	Dulongjiang Exped. (独龙江考察队) 4596 (KUN)	Gongshan, Yunnan (云南贡山)

Table 1 (continued)

Species	Voucher	Locality
Q. kontumensis A. Camus	Q. A. Wu (武全安) 9750 (KUN)	Guangnan, Yunnan (云南广南)
Q. kougsiensis A. Camus	F. C. How (侯宽昭) 73501 (KUN)	Baoning, Hainan (海南保宁)
Q. lamellosa Smith	K. M. Feng (冯国楣) 24337 (KUN) Nanshuibeidiao Exped. (南水北调队) 8243 (KUN)	Gongshan, Yunnan (云南贡山) Lushui, Yunnan (云南泸水)
Q. lobbii Ettingsh	Qinghai-Xizang Exped (青藏队)9859 (KUN)	Gongshan, Yunnan (云南贡山)
Q. miyagii Koidz.	No collection information	Japan (日本国)
Q. multinervis (W. C. Cheng et T. Hong) Govaerts	G. R. Long (龙光日) 830098 (IBSC)	Manshan Mt., Linwu, Hunan (湖南临武莽山)
Q. myrisaefolia Blume	K. M. Feng (冯国楣) 7235 (KUN) Sino-Russian Exped. (中苏队) 7975 (KUN) J. S. Yue (岳俊三) 2590 (KUN)	Gongshan, Yunnan (云南贡山) Puwen, Yunnan (云南普文) Guangchang, Jiangxi (江西广昌)
Q. obovatifolia Huang	Nanling Division (南岭队) 1913 (IBSC) Nanling Division (南岭队) 1905 (IBSC)	Huaiji, Guangdong (广东怀集) Huaiji, Guangdong (广东怀集)
Q. oxyodon Miq.	X. P. Gao (高锡朋) 53695 (KUN)	Ruji, Guangdong (广东乳济)
Q. pachyloma Seem.	T. Ling (邓良) 5474 (KUN)	Dapu, Guangdong (广东大埔)
Q. patelliformis Chun	F. C. How (侯宽昭) 71026 (KUN)	Yaxian, Hainan (海南崖县)
Q. phanera Chun	H. Y. Liang (梁向日) 63363 (KUN)	Weien, Hainan (海南威恩)
Q. pingbianensis C. C. Huang et Y. T. Chang	K. M. Feng (冯国楣) 5018 (KUN)	Pingbian, Yunnan (云南屏边)
Q. rex Hemsl.	C. W. Wang (王启无) 79014 (KUN)	Jinghong, Yunnan (云南景洪)
Q. schottkyana Rehd. et Wils.	Yuxi Division (玉溪队) 903502 (KUN) Sino-British Exped. (中英队) 449 (KUN) B. Y. Qiu (邱炳云) 596091 (KUN)	Yimen, Yunnan (云南易门) Fuming, Yunnan (云南富民) Luquan, Yunnan (云南禄劝)
Q. semiserrata Roxb.	J. F. Maxwell 90-1340 (IBSC)	Locality unknown (具体地点不详)
Q. sessilifolia Blume	S. C. Chun (陈少卿) 15372 (KUN)	Gaoyao, Guangdong (广东高要)
Q. sichouensis (Hu) C. C. Huang et Y. T. Chang	Q. A. Wu (武全安) 9684 (KUN)	Funing, Yunnan (云南富宁)
Q. stewardiana A. Cmaus	S. C. Chun (陈少卿) 16897 (KUN)	Damiaoshan Mt., Rongan, Guangxi (广西融安大苗山)
Q. subhinoides Chun et Ko	S. C. Chun (陈少卿) s.n. (IBSC)	Yaxian, Hainan (海南崖县)
Q. thorelii Hick. et A. Camus	Sino-Russian Exped. (中苏队) 7678 (KUN)	Jinghong, Yunnan (云南景洪)
Q. tiaoloshanica Chun et Ko	Hainan Wood Division (海南木材队) 468 (IBSC)	Diaoluoshan Mt., Linshui, Hainan (海南陵水吊罗山)
Q. tomentosinervis (Hsu et Jen) C. C. Huang	Sino-Russian Exped. (中苏队) 1168 (KUN)	Jinping, Yunnan (云南金平)
Q. xanthotricha A. Camus	Kunming Institute of Botany, CAS (中国科学院昆明植物研究所) 6407 (KUN)	Simao, Yunnan (云南思茅)
Trigonobalanus doichangensis (A. Camus) Forman	Y. Luo (罗艳) 212 (KUN)	Menglian, Yunnan (云南孟连)

扫描电镜观察：在叶片中部取 6～7 mm×6～7 mm，用双面胶带固定于样品台上，在 IB-3 型镀金机上镀金后，在 Hitachi S-520 扫描电镜下观察照相。

本文所用术语参考 Stace（1984，1965）、Wilkinson（1979）和 Hardin（1976）。

2 观察结果

2.1 叶表皮在光学显微镜下的特征(见表 2)

2.1.1 上表皮

上表皮无气孔器，表皮细胞(表面观)的垂周壁平直、浅波状或深波纹，有些种类的表皮细胞具节状加厚。

(1) 表皮细胞 根据细胞形状和垂周壁式样，可以分为两种类型：第一种类型，表皮细胞 4～6 边形，大小不等，垂周壁平直(图版Ⅰ：2)，此种类型较常见；第二种类型，表皮细胞形状不规则，近相等或稍不等，垂周壁浅波状或深波纹状(图版Ⅰ：1)，此种类型相对较少，见于栎子青冈 *Q. blakei*、雷公青冈 *Q. hui* 等少数种类。

(2) 毛基(trichome bases) 毛基是角质层制片在显微镜下可以观察到的一类染色较深、形状为圆形或方形的单个或多个细胞组成的花状结构，周围通常包围有一些被修饰过的呈放射状的表皮细胞。毛基似乎是在叶片发育或制片过程中，由于毛的脱落而遗留下

表 2 青冈亚属叶表皮特征

Table 2 Characters of leaf epidermis of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*

species	adaxial(LM)		abaxial(LM)					abaxial(SEM)	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
Q. acuta	str	–	str	+	cc	243	–	–	sca
Q. argyrotricha	str	sc	sin	sc	cc	256	–	ste	–
Q. augustinii	str	sc	str	–	cc	358	–	–	sca
Q. austro-cochinchinensis	str	gc	str	gc	cc	282	+	–	–
Q. austro-glauca	str	sc	str	+	cc	371	+	–	–
Q. bambusaefolia	str	sc	str	–	cc	256	+	–	gra
Q. blakei	sin	sc	sin	sc	cc	281	+	–	–
Q. camusae	sin	sc	str	–	cc	115	+	pap	gra
Q. championii	str	gc	?	gc	?	?	?	fs	–
Q. chapensis	sin	sc	str	sc	cc	486	+	pap	sca
Q. chungii	str	gc	si	gc	sc	205	+	mul	sca
Q. delavayi	str	gc	str	gc	cc	?	?	fs	–
Q. delicatula	sin	sc	str	–	cc	346	–	pap	sca
Q. dinghuensis	str	sc	str	sc	cc	448	+	pap	gra
Q. disciformis	str	sc	sin	sc	cc	460	+	–	–
Q. dongfangensis	str	sc	str	sc	cc	153	–	–	gra
Q. edithae	str	sc	str	sc	cc	397	+	pap	sca
Q. fleuryi	si	sc	str	+	cc	346	–	pap	sca
Q. glauca	str	sc	sin	sc	cc	371	–	su	sca
Q. helferiana	str	gc	str	gc	sc	218	+	sf	–

Table 2 (continued)

species	adaxial(LM)		abaxial(LM)					abaxial(SEM)	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
Q. hondae	sin	sc	sin	sc	cc	256	+	–	–
Q. hui	sin	sc	str	sc	cc	333	–	pap	gra
Q. jenseneana	str	sc	str	sc	cc	307	+	pap	gra
Q. kerrii	str	gc	str	gc	sc	486	+	sf	–
Q. koungsiensis	str	sc	str	sc	cc	218	+	pap	sca
Q. koutumensis	str	sc	str	sc	cc	269	+	pap	–
Q. lamellosa	str	sc	si	sc	sc	22	+	–	gra
Q. lobbii	str	sc	si	–	cc	230	+	ste	–
Q. miyagii	si	sc	str	+	cc	154	+	–	sca
Q. multinervis	str	sc	str	sc	cc	371	–	–	gra
Q. myrisaefolia	str	sc	str	sc	cc	345	–	–	–
Q. obovatifolia	str	sc	str	sc	sc	192	+	ste	gra
Q. oxyodon	str	sc	si	–	sc	346	–	sol	sca
Q. pachyloma	str	sc	str	–	cc	422	+	pap	sca
Q. patelliformis	str	sc	str	sc	cc	205	–	–	–
Q. phanera	str	sc	sin	sc	cc	384	–	–	–
Q. pingbianensis	str	sc	str	–	cc	256	+	–	sca
Q. rex	str	gc	str	gc	cc	?	–	pap	–
Q. schottkyana	str	sc	sin	sc	cc	281	–	su	sca
Q. semiserrata	str	sc	sin	–	cc	358	+	pap	gra
Q. sessilifolia	str	sc	sin	–	cc	243	–	–	gra
Q. sichouensis	str	sc	si	gc	cc	205	+	jl	–
Q. stewardiana	str	sc	str	+	cc	320	+	–	gra
Q. subhinoides	str	gc	sin	gc	cc	307	+	–	–
Q. thorelii	str	gc	sin	gc	cc	141	+	–	–
Q. tiaoloshanica	str	sc	si	–	cc	333	+	–	–
Q. tomentosinervis	str	sc	str	–	sc	371	+	–	sca
Q. xanthotricha	str	sc	str	–	sc	192	–	sol	sca
Trigonobalanus doichangensis	str	sc	str	–	cc	320	+	peltate	sca

(1) pattern of anticlinal wall: str = straight, si = sinuolate, sin = sinuate;
(2) trichome bases: "–" = absent, sc = single cell, gc = a group of cells;
(3) type of stomatal apparatus: cc = cyclocytic, sc = subcyclocytic, an = anomocytic;
(4) density of stomata: the number in 1 mm^2;
(5) presence or absence of collenchyma cells: "–" = abscent, "+" = present;
(6) type of trichome: "–" = absent, sol = solitary, pap = papillae, ste = stellate, fs = fused stellate, sf = stiptate fasciculate, mul = multiradiate, jl = jellyfish – like, su = simple uniseriate;
(7) wax ornamentation: "–" = absent, gra = granular, sca = scaly

来的痕迹,其性质和功能还需要进一步深入地研究。

多数青冈亚属植物的叶上表皮都具有毛基的结构,少数种类小叶青冈 *Q. myrisaefolia* 和 *Q. acuta* 没有。毛基主要有两种形态:一种是单细胞的(图版Ⅰ:1),染色较深,圆形,比普通表皮细胞小,其周围的表皮细胞经过修饰,稍微拉长呈辐射状,见于多数种类,如曼青冈 *Q. oxyodon*、窄叶青冈 *Q. augustinii* 等;另一种是多细胞的(图版Ⅰ:4,5),由6~8

个染色较深的圆形细胞组成花状结构，周围细胞也经过了修饰，同单细胞类型一样，此种类型见于少数种类，如厚缘青冈 *Q. thorelii*、福建青冈 *Q. chungii* 等。

2.1.2 下表皮

下表皮的结构远较上表皮复杂，表皮细胞形态各异。有为数较多的气孔器，气孔器的形态也各不相同。毛基更为显著，还能观察到没有脱落的毛的形态。下表皮还存在许多厚角细胞。

(1)表皮细胞 表皮细胞可观察到3种形态：不规则形、规则多边形和弧形多边形。垂周壁的式样有3种类型，平直、浅波状和深波纹。青冈亚属的多数种类的下表皮细胞为不规则的深波状弯曲，在青冈 *Q. glauca*、薄片青冈 *Q. lamellosa* 等中都可以观察到深波纹的下表皮细胞。下表皮细胞的变异程度比上表皮大，在一些特殊的结构，表皮细胞都有变型，如叶脉和叶边缘的细胞、气孔器周围的表皮细胞和毛基部的表皮细胞。

(2)毛及毛基 有些种类的角质层制片仍然有未脱落的毛的存在(图版Ⅰ：8)。叶片下表皮的毛基和叶上表皮的一样，也分为单细胞和多细胞的。毛被较厚的种类，毛被很难从角质层上脱落下来，因此给观察带来了困难，一般这种毛被的基部是多细胞类型的。单毛的种类如青冈 *Q. glauca*，滇青冈 *Q. schottkyana*，一般毛基就为单细胞的。对于星状毛的种类，有的是单细胞的，如卵叶青冈 *Q. obovatifolia*；有的是多细胞的，如毛叶青冈 *Q. kerrii*，毛枝青冈 *Q. helferiana*。

(3)乳突(papillae) 乳突是表皮细胞上形成的一个圆球式的突起，细胞壁厚，通常位于表皮细胞的中部(图版Ⅰ：6)。乳突分布极多，几乎每个表皮细胞上都有。在角质层制片中，乳突表现为一个厚壁圆环镶嵌在表皮细胞上。从形态上看，乳突似乎是毛的幼态(pedomorphism)。在大果青冈 *Q. rex* 中观察到从简单的圆球形乳突到逐渐增长的一系列连续结构，可能乳突正向毛发育。Jones (1986) 将乳突仍归于毛的一种类型。

(4)气孔器(stomatal apparatus) 气孔的分布和大小，在青冈亚属植物中仅在下表皮观察到有气孔的分布，多数种类的气孔都聚集在一起，呈岛状簇生，如小叶青冈 *Q. myrisaefolia*，由三级脉或四级脉下的表皮细胞所包围；另外一些种类这种岛状簇生并不明显。在被修饰的叶脉表皮细胞(拉长的细胞)上都无气孔的分布，如滇南青冈 *Q. austro-glauca*。气孔的大小比较均一，没有太大的变化，一般为(10.20～20.40) μm×(5.10～12.25) μm。

气孔器类型，在青冈亚属中观察到3种气孔器类型，即环列型(cyclocytic)、亚环列型(subcyclocytic)和不规则型(anomocytic)。有时同一物种也包含着不同的气孔器类型。环列型气孔器由5～6个副卫细胞围绕着保卫细胞，副卫细胞大小不等(图版Ⅰ：3,7,9)。亚环列型是 Baranova(1987)划分出来的一种新的气孔类型，它和环列型的主要区别是副卫细胞形成的环不明显。青冈亚属中的气孔以这两种为主。不规则型的5～7个副卫细胞与表皮细胞无甚差别。这种气孔在青冈亚属中较为少见。

2.2 叶下表皮在扫描电镜下的特征(见表2)

2.2.1 叶表皮毛的类型

Camus (1936～1954) 和 Jones (1986) 在对青冈亚属叶表皮毛的研究工作中，在青冈亚属中共发现了9种类型的表皮毛。本次研究观察发现，在我国青冈亚属植物中共有8种

类型的毛,只有莲座毛(rosulate)和束毛(fasciculate)2种没有发现。在这8种类型的毛中,其中有7种符合Jones (1986)所描述的类型,有1种Jones (1986)没有提及。现将本文发现的我国青冈亚属8种叶表皮毛的分类术语叙述如下:

(1) 单毛(solitary trichome) 单细胞毛,通常细胞壁较厚,毛长,中间粗壮,基部圆,先端尖削,在叶下表呈平伏状态,并不竖立(图版Ⅱ:7)。思茅青冈 *Q. xanthotricha* 具有比较典型的单毛。此种毛与Jones (1986)和Hardin (1976)描述的"solitary trichome"是基本一致的。

(2) 乳突(papillae) 乳突是表皮细胞的突起,与毛的本质是一样的,所以将它归为一种毛的类型也是可取的。但是它与通常所理解的毛有所不同,我们通过肉眼甚至是解剖镜也难以发现它的存在。乳突也是单细胞的,细胞壁较厚,突起的部位是小圆球状的,分布极多,对于具有乳突的种类,如雷公青冈 *Q. hui*、大叶青冈 *Q. jenseneana* 等,几乎每一个表皮细胞上都会隆起一个乳突(图版Ⅱ:1~5,10; 图版Ⅲ:5)。

(3) 星状毛(stellate trichome) 星状毛在青冈亚属中是比较常见的,如滇西青冈 *Q. lobbii*,卵叶青冈。由3~6个单毛分枝组成,细胞壁较厚,单毛分枝的基部愈合成扁平的盘状与表皮细胞相连,单毛分枝一般不立起,而与叶表面平行(图版Ⅱ:8,12)。

(4) 溶合星状毛(fused stellate trichome) 溶合星状毛与星状毛的区别只是其单毛分枝(arm)数量极多,超过10个单毛分枝(有时多达18个之多),愈合的部位也相应更大。在黄毛青冈 *Q. delavayi* 和岭南青冈 *Q. championii* 中可以观察到此种毛(图版Ⅲ:3)。

(5) 具柄束毛(stipitate fasciculate trichome) 与星状毛相似,但它的单毛分枝也较多,愈合部位并合立起成一柄状。青冈中在毛叶青冈和毛枝青冈中发现此种类型的毛(图版Ⅲ:1,7)。

(6) 多出毛(multiradiate trichome) 多出毛也由许多单毛分枝(一般8~10)组成,细胞壁厚,单毛分枝不在同一个水平面上,从一个圆球状的基部随意地向不同方向伸展。在福建青冈 *Q. chungii* 中发现此种毛的分布(图版Ⅲ:2)。

(7) 水母状毛(jellyfish-like trichome) 这种毛比较少见,仅在西畴青冈 *Q. sichouensis* 中发现(图版Ⅱ:11)。Jones (1986)和Hardin (1976)在他们的研究中都没有此种毛的描述。它的形态与具柄星状毛相似,基部也是一个柄状的毛的愈合体,其单毛分枝与上述的毛都不同,为单细胞,但细胞壁薄而透明,好象柔软的水母,未观察到腺体的存在。水母状毛在结构上介于腺毛和非腺毛之间。

(8) 单列毛(simple uniseriate trichome) 属于腺毛类型,由4~5个薄壁细胞(细胞大小不等,一般呈圆柱形)排成一列,弯曲或直,先端圆,平伏于叶表面(图版Ⅱ:9)。青冈和滇青冈中分布的就是这种单列毛。为了进行比较,我们也对三棱栎属 *Trigonobalanus* 的叶下表皮做了扫描电镜观察。三棱栎 *Trigonobalanus doichangensis* 的毛与上述的毛都不一样,是一种薄细胞盾状腺毛(thin-walled "glandular" peltate trichome)(图版Ⅲ:4)。

2.2.2 气孔(stomata)

扫描电镜下,青冈亚属的气孔形态较为一致,形状为长宽相差不大的椭圆形或近圆形,气孔外拱盖为单层,外拱盖内缘平滑,保卫细胞外壁光滑或有蜡质鳞片覆盖,两个保卫细胞高于开口,成一圆环状包围开口(图版Ⅲ:6,8,9,10,11)。

2.2.3 蜡质纹饰(wax ornamentation)

青冈亚属的蜡被是较显著的，多数种类都有蜡质覆盖，呈颗粒状(granular)(图版Ⅱ：11)或鳞片状(scaly)(图版Ⅱ：9)。

3 讨 论

3.1 青冈亚属的叶表皮特征

通过角质层制片和扫描电镜，我们较为全面地观察了青冈亚属的叶表皮特征，现总结如下：

(1)毛的类型　在青冈亚属中共发现1种腺毛、6种非腺毛和1种介于腺毛和非腺毛之间的中间类型的毛。腺毛只有单列不分叉的多细胞腺毛；非腺毛有单毛、乳突、星状毛、具柄束毛、溶合星状毛和多出毛；水母状毛的结构特征介于腺毛和非腺毛之间。乳突在青冈亚属植物中较为常见，水母状毛仅在西畴青冈中发现，在栎属其他植物乃至整个壳斗科中都没有观察到。

(2)表皮细胞　青冈亚属的上下表皮的细胞形态式样是一致的。多数种类的上表皮细胞为规则多边形，垂周壁直；少数种类为不规则型，垂周壁呈浅波状或深波纹。多数种类的下表皮细胞或多或少有一些波状弯曲，有节状加厚的现象。下表皮细胞相对复杂，由于分布有叶脉、毛被、气孔等结构，所以有些表皮细胞经过了修饰。

(3)毛基　染色较深，有单细胞和多细胞两种类型。多数种类的表皮都有单细胞毛基的存在；少数种类如厚缘青冈、鹿茸青冈 *Q. subhinoides* 具有多细胞的毛基。

(4)气孔器　气孔器有环列型、亚环列型和不规则型，其中环列型和亚环列型较常见，有时不规则气孔器只在少数种类中偶尔发现。同一种类中可有不同的气孔器类型的分布。气孔椭圆形或近圆形，少数种类如厚缘青冈 *Q. thorelii* 形状不规则。气孔大小在属内无较大差异，一般为(10.20～20.40) μm×(5.10～12.25) μm左右。气孔密度在不同种类存在差异，可能与生境有密切关系。多数种类的气孔集聚在叶脉高级脉所围成的网眼内，呈岛状簇生，周围由狭长的表皮细胞包围。气孔外拱盖单层，其内缘光滑。

(5)蜡质纹饰　多数种类都具有蜡被，有颗粒状和鳞片状两种类型。

3.2 叶表皮特征的系统学意义

3.2.1 支持青冈亚属的亚属地位

青冈亚属的分类地位是壳斗科系统学研究中长期争论的一个问题(Zhou *et al*., 1995; Wang *et al*., 1988), Oersted (1867) 根据壳斗苞片合生成同心环带与栎亚属的覆瓦状排列明显可分，且分布区不同，从而将其从栎属中分出独立成属。这种观点得到了一些学者的支持(Hsu *et al*., 1998)，但也有许多学者不赞同这种处理 (Zhou *et al*., 1995; Camus, 1936～1954)。从本文研究的青冈亚属种类的叶表皮特征来看，栎亚属和青冈亚属具有很多共同的特征。二者共有的毛被类型有6种，即单毛、星状毛、溶和星状毛、具柄束毛、多出毛和单列毛。其中结构较复杂的星状毛、溶合星状毛、具柄束毛以及腺性单列毛(glandular uniseriate trichome)在壳斗科其他属中分布较少，而在青冈亚属和栎亚属中较为常见。另外，青冈亚属和栎亚属都具有环列型、亚环列型和不规则型的气孔器。这些事实支持二者有较近的亲缘关系的观点，因此可以认为将青冈亚属置于栎属内作为亚属处理是合理

的，花粉学证据也支持这一结论(Wang *et al*., 1988)。

3.2.2 青冈亚属与壳斗科其他类群的关系

Camus (1936～1954) 和 Jones (1986) 对整个壳斗科的叶表皮毛被特征做了较详细的研究。从他们的工作来看,壳斗科中石栎属和栎属的毛被多样性最为突出。结合我们的研究,我们发现在所观察的48种植物中有13种都具有乳突这种特殊的结构,但在栎亚属中却未见有分布,而在石栎属中有少数种类也观察到有乳突的存在(Jones, 1986)。青冈亚属中有壳斗全包坚果的现象,这一特征也见于石栎属,但在栎亚属中却不存在。另外青冈亚属和石栎属的分布区几乎是重叠的(Luo, 2001; Li, 1996), 二者均集中分布在亚洲的东南部,而栎亚属则广布于北半球的温带和亚热带地区(Zhou, 1992),从而进一步说明青冈亚属和石栎属有着某种联系,但石栎属的雄花序直立,似乎遵循另外一条演化路线,二者之间的系统演化关系值得进一步探讨。

三棱栎属可能是栎属的祖先类群,是壳斗科中较古老的类群(Zhou *et al*., 1995; Nixon *et al*., 1989; Forman, 1964)。现存的三棱栎属共3种,但形态上差异很大,故 Nixon 和 Crepet(1989)将其分为3属,分布于中国及泰国中部的三棱栎是其中最原始的类型,和栎属有最近的亲缘关系。在青冈亚属中发现的水母状毛也是一个较为有意义的性状。这种薄细胞星状毛类似于本文研究的三棱栎中的薄细胞盾状腺毛，这两种毛的细胞壁都很薄,呈透明状,但三棱栎的毛里面具有腺体,颜色偏暗。三棱栎中分布的主要是薄细胞盾状腺毛,在我们的观察中,没有发现其他的毛被。在 Jones (1986) 的研究中还提到了其他几种毛被，但在栎亚属中,没有接近这种特征的毛被。此外,青冈亚属植物具有头状的三棱栎型柱头以及与三棱栎具有许多相同的叶解剖和叶结构特征(Zhou *et al*., 1995),也说明青冈亚属较栎亚属更接近其祖先类群三棱栎。也就是说在栎属中青冈亚属具有更多的原始性状,可能是比栎亚属更原始的类群。

3.2.3 叶表皮特征可以为亚属下的等级划分提供依据

至今为止,仅见 Camus (1936～1954) 和 Menitski (1984) 对青冈亚属作过全面的分类处理并进行了亚属下的划分。但仅根据外部形态特征进行青冈亚属的划分存在较大困难，这是由于青冈亚属植物的生殖结构变异较大,花部特征无明显规律性,叶形特征较均一。Camus (1936～1954) 根据果实的长短来进行亚属下的划分,而 Menitski 根据叶形、柱头和毛被划分,但他们的分类系统都没有得到广泛的接受。我们发现叶表皮特征对划分亚属下等级也有一定的意义。滇西青冈 *Q*. *lobbii*、赤皮青冈 *Q*. *gilva*、黄毛青冈 *Q*. *delavayi*、毛曼青冈 *Q*. *gambleana*、短星毛青冈 *Q*. *breviradiata*、贵州青冈 *Q*. *argyrotricha* 和宁冈青冈 *Q*. *ningangensis* 的叶背面都具有星状毛(包括星状毛、溶合星状毛和多出毛)，从其他特征上看它们也是一个较自然的类群。它们的坚果都较长,柱头短,不宿存且基部合生,叶都具较明显锯齿,而果实较短的鹿茸青冈、厚缘青冈、越南青冈 *Q*. *austro-cochinchinensis* 和西畴青冈的毛基都是多细胞的,壳斗包被坚果大部分,这些种类似乎也可作为一个亚属下的分类群。叶表皮具乳突的种类具有很显著的与别的类群不同的叶表皮特征,它们的叶除少数种类外都为全缘叶,成熟叶背面通过肉眼观察不到毛被的存在。

综上所述,可以认为叶表皮的特征对于亚属下的划分具有一定的意义,当然这方面的研究还需要更深入进行。

3.2.4 叶表皮特征可以为一些种类的鉴定提供依据

青冈亚属中最重要的分类性状是坚果的形态。在多数情况下,坚果较难得到,有时只能依据叶的形态来进行鉴定,但是根据叶形有些近缘种无法分开。例如青冈和滇青冈是一对外部形态极为相近的种,只是因为它们在地理分布上相互替代 (Luo, 2001)以及毛被稍有区别而分成两个不同的种,在本次研究中发现这两个种气孔密度差异是比较大的。青冈的气孔密度 (371 个/1 mm^2) 比滇青冈 (281 个/1 mm^2) 的大。另外个别种的表皮细胞的垂周壁式样较为特殊,也可作为分类的依据,如上思青冈 *Q. delicatula* 的上表皮细胞壁波状程度很深,可以明显和其他种相区别。

3.3 毛被的演化趋势

栎属的毛被类型很多,Hardin (1976) 和周浙昆等 (1995) 都对栎亚属的毛被演化趋势进行了讨论,认为在该亚属中,毛被的演化趋势是:单毛发展为星状毛,再由简单星状毛发展为更复杂的毛被。本次研究中在青冈亚属中共观察到 8 种毛。其中比较特殊的是乳突。严格来说,乳突并不能放在毛的类型中来讨论,因为乳突只是一些叶表皮的突起,可能只是毛的幼态或雏形。具乳突的种类中,在大果青冈中观察到从简单的圆球形乳突到逐渐增长的一系列连续结构,这些较长的结构类似于一种单细胞毛,从中似乎可以看到毛可能是由乳突发育而来的。从毛被的形态结构来看,星状毛的单个毛单位相当于一个单毛,多个单毛经过溶合形成一个星状毛。溶和星状毛、多出毛和具柄束毛的结构相对较复杂,都可归于星状毛类,它们之间的关系是比较密切的。星状毛向多个方向演化:多个毛单位加入或是多个简单星状毛在基部溶合则形成溶合星状毛;如果毛壁在基部溶合形成一柄状物,则形成了具柄束毛;如果是在中部溶和则形成多出毛。因此正如在栎亚属中的情形一样,在青冈亚属中,毛被可能也具有从简单到复杂的演化趋势,不断向复杂性增加的方向演化。由于腺毛与非腺毛之间是独立演化的(Zhou *et al.*, 1995; Liang *et al.*, 1990; Hardin, 1976),并且在青冈亚属中仅有单列毛一种腺毛,所以在这里我们就不对腺毛进行讨论了,仅将非腺毛可能的演化途径总结如下(图 1)



图 1　青冈亚属中毛被可能的演化趋势

Fig. 1　Possible evolutionary trends of trichomes in *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*

致谢　实验和研究过程中得到了中国科学院昆明植物研究所韦仲新研究员和山东大学实验中心徐丽女士的热情帮助,以及论文撰写中中国科学院植物研究所杨亲二研究员提出宝贵意见,在此谨致诚挚的谢意。

参 考 文 献

Baranova M A, 1987. Historical development of the present classification of morphological types of stomates. Bot Rev, 53(1): 53 ~ 79

Camus A, 1936 ~ 1954. Les Chênes. Monographie du genre *Quercus*. Paris: Lechevalier
Chen Z-D(陈之端), Zhang Z-Y(张志耘), 1991. A study on foliar epidermis in Betulaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 29(2): 156 ~ 163
Forman L L, 1964. *Trigonobalanus*, a new genus of Fagaceae, with notes on the classification of the family. Kew Bull, 17: 381 ~ 396
Hardin J W, 1976. Terminology and classification of *Quercus* trichomes. J Elisha Mitchell Sci Soc, 92: 151 ~ 161
Hardin J W, 1979. Patterns of variation in foliar trichomes of eastern North American *Quercus*. Amer J Bot, 66: 576 ~ 585
Hsu Y-C(徐永椿), Jen H-W(任宪威), 1998. *Cyclobalanopsis*. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press. 22: 263 ~ 332
Jones J H, 1986. Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. Ann MO Bot Gard, 73: 228 ~ 275
Liang H-P(梁红平), Jen H-W(任宪威), Liu Y-Q(刘一樵), 1990. A study on the morphology of foliar trichomes of evergreen oaks (*Quercus*) in China and its implication in taxonomy. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 28: 112 ~ 121
Li J-Q(李建强), 1996. The origin and distribution of the family Fagaceae. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 34: 376 ~ 396
Llamas F, Perez-Morales C, Acedo C *et al*., 1995. Foliar trichomes of the evergreen and semi-deciduous species of the genus *Quercus* (Fagaceae) in the Iberian Peninsula. Bot J Linn Soc, 117: 47 ~ 57
Luo Y(罗 艳), Zhou Z-K(周浙昆), 2001. Phytogeography of *Quercus* subg. *Cyclobalanopsis*. Acta Bot Yunnan (云南植物研究), 23: 1 ~ 17
Menitski L L, 1984. Oaks of Asia. Leningrad: Leningosd Sciences. 1 ~ 119
Nixon K C, Crepet W L, 1989. *Trigonobalanus* (Fagaceae): taxonomic status and phylogenetic relationships. Amer J Bot, 76(6): 842 ~ 855
Oersted A S, 1867. Bidrag til egeslaegtens systematik. Vidensk Meded Nat For Kjobenhavn. 18: 11 ~ 96
Pan K-Y(潘开玉), Lu A-M(路安明), Wen J(温 洁), 1990. Characters of leaf epidermis in Hamamelidaceae (s. l.). Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 28: 10 ~ 26
Stace C A, 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. Bull Brit Mus(Nat Hist) Bot, 4: 1 ~ 78
Stace C A, 1984. The taxonomic importance of the leaf surface. In: Heywod V H , Moore D M eds. Current Concepts in Plant Taxonomy. London : Academic Press. 67 ~ 94
Uzunova K, Palamarev E, Ehrendorfer F, 1997. Anatomical changes and evolutionary trends in the foliar epidermis of extant and fossil Euro-Mediterranean oaks (Fagaceae). Pl Syst Evol, 204: 141 ~ 159
Wang P-L(王萍莉), Chang K-T(张金谈), 1988. Pollen morphology of *Cyclobalanopsis* and its relation to *Quercus*. Acta Phytotax Sin(植物分类学报), 26: 282 ~ 289
Wilkinson H P, 1979. The plant surface (mainly leaf). In: Metcalfe C R, Chalk L eds. Anatomy of the Dicotyledons. (2nd ed.). Oxford: Clarendon Press. 1: 97 ~ 165
Zhou Z-K(周浙昆), 1992. Origin, phylogeny and dispersal of *Quercus* from China. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 14: 227 ~ 236
Zhou Z-K(周浙昆), Willkinson H P, Wu Z-Y(吴征镒), 1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgen. *Quercus* from China. Cathaya, 7: 1 ~ 34

图版说明 Explanation of plates

图版 Ⅰ 光学显微镜下栎属青冈亚属的叶表皮形态(×400) 1. 上思青冈,上表皮(箭头示单细胞毛基); 2. 鹿茸青冈,上表皮; 3. 多脉青冈,示气孔; 4. 厚缘青冈,上表皮(箭头示多细胞毛基); 5. 西畴青冈,下表皮(箭头示毛及毛基); 6. 上思青冈,下表皮(箭头示乳突); 7. 滇南青冈,下表皮; 8. 青冈,下表皮(箭头示单毛); 9. 托盘青冈,下表皮。

图版 Ⅱ 扫描电镜下栎属青冈亚属的叶下表皮形态,示毛被。 1. 鼎湖青冈,示乳突,×2500; 2. 扁果青冈,示乳突,×1000; 3. 雷公青冈,示乳突,×1000; 4. 雷公青冈,示乳突,×2500; 5. 鼎湖青冈,示乳突,×1500; 6. 滇青冈,示单列毛,×1000; 7. 思茅青冈,示单毛,×1000; 8. 倒卵叶青冈,示星状毛,×800; 9. 青冈,示单列毛,×1000; 10. 薄叶青冈,示乳突,×2000; 11. 西畴青冈,示水母状毛,×700; 12. 贵州

青冈,示星状毛,×1600。

图版 Ⅲ 扫描电镜下栎属青冈亚属和三棱栎属的叶下表皮形态,示毛被和气孔。 1. 毛枝青冈,示具柄束毛,×300; 2. 福建青冈,示多出毛,×400; 3. 岭南青冈,示溶和星状毛,×600; 4. 三棱栎,示薄细胞盾状腺毛,×800; 5. 毛果青冈,示乳突,×1000; 6. 厚缘青冈,×500; 7. 毛叶青冈,示具柄束毛,×500; 8. 滇南青冈,示气孔,×1000; 9. 越南青冈,示气孔,×1700; 10. 鹿茸青冈,示气孔,×2000; 11. Q. acuta,示气孔,×2000。

Plate Ⅰ LM photomicrographs of leaf surface in *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* (×400).

1. *Q*. *delicatula*, adaxial (arrow indicating a single-celled trichome-base); 2. *Q*. *subhinoides*, adaxial; 3. *Q*. *multinervis*, showing stomata; 4. *Q*. *thorelii*, adaxial (arrow indicating a trichome-base of a group of cells); 5. *Q*. *sichouensis*, abaxial (arrow indicating the trichome and its base); 6. *Q*. *delicatula*, abaxial (arrow indicating papillae); 7. *Q*. *austro-glauca*, abaxial; 8. *Q*. *glauca*, abaxial (arrow indicating solitary trichome); 9. *Q*. *patelliformis*, abaxial.

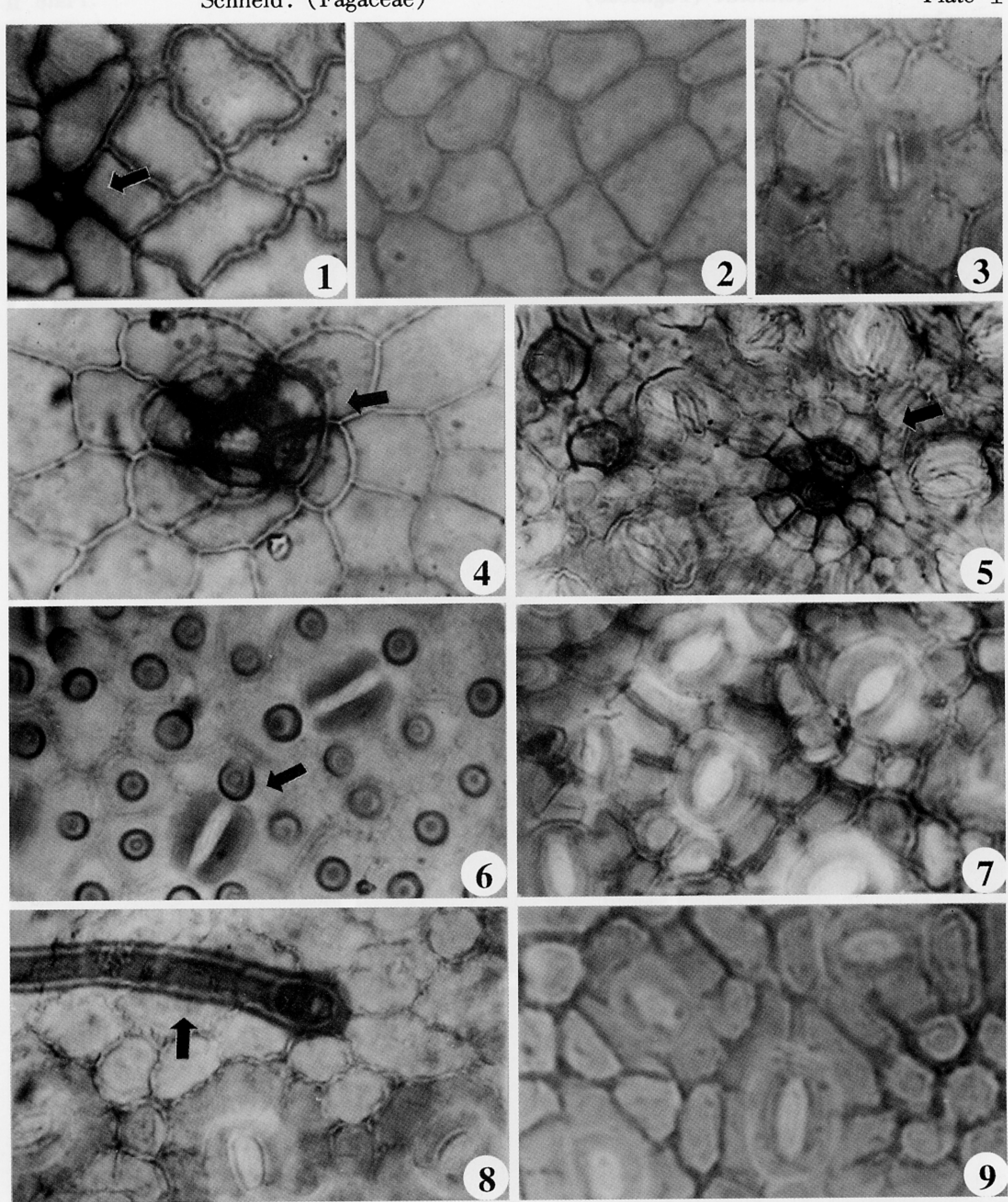
Plate Ⅱ SEM photomicrographs of abaxial leaf surface in *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*, showing trichomes.

1. *Q*. *dinghuensis*, showing papillae, ×2500; 2. *Q*. *chapensis*, showing papillae, ×1000; 3. *Q*. *hui*, showing papillae, ×1000; 4. *Q*. *hui*, showing papillae, ×2500; 5. *Q*. *dinghuensis*, showing papillae, ×1500; 6. *Q*. *schottkyana*, showing simple-uniseriate trichome, ×1000; 7. *Q*. *xanthotricha*, showing solitary trichome, ×1000; 8. *Q*. *obovatifolia*, showing stellate trichome, ×800; 9. *Q*. *glauca*, showing simple-uniseriate trichome, ×1000; 10. *Q*. *koutumensis*, showing papillae, ×2000; 11. *Q*. *sichouensis*, showing jellyfish-like trichome, ×700; 12. *Q*. *argyrotricha*, showing stellate trichome, ×1600.

Plate Ⅲ SEM photomicrographs of abaxial leaf surface in *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* and *Trigonobalanus*, showing trichomes and stomata.

1. *Q*. *helferiana*, showing stipitate-fasciculate trichome, ×300; 2. *Q*. *chungii*, showing multiradiate trichome, ×400; 3. *Q*. *championii*, showing fused-stellate trichome, ×600; 4. *T*. *doichangensis*, showing thin walled "glandular" peltate trichome, ×800; 5. *Q*. *pachyloma*, showing papillae, ×1000; 6. *Q*. *thorelii*, ×500; 7. *Q*. *kerrii*, showing stipitate-fasciculate trichome, ×500; 8. *Q*. *austro-glauca*, showing stomata, ×1000; 9. *Q*. *austro-cochinchinensis*, showing stomata, ×1700; 10. *Q*. *subhinoides*, showing stomata, ×2000; 11. *Q*. *acuta*, showing stomata, ×2000.

(责任编辑 汪桂芳)



See explanation at the end of text

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12

See explanation at the end of text

1 2 3
4 5 6
7 8 9
10 11

See explanation at the end of text